第17卷 第3期 古脊椎动物与古人类 Vol. XVII, No. 3
1979年7月 VERTEBRATA PALASIATICA July, 1979

甘肃庆阳上新世鬣狗科化石

邱占祥
(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

黄为龙 郭志慧
(天津自然博物馆)

提 要

本文记述的标本，是桑志华1920年采集而未研究过的，共有头骨与牙床50多件。标本中可以归入旧属种的有四类，其种名订正后为：*Adcrocuta eximia variabilis, Ictitherium robustum gaudryi, I. wongii* 和 *Ictitherium hipparionum hyaenoides*. 材料中还包括一个新属，*Palinhyaena* 和三个新种：*P. reperta, P. imbricata* 和 *Lycyaena spathulata, Palinhyaena* 极可能就是久寻未见的现生鬣狗在上新世中期的直系祖先类型。它在我国的发现对了解鬣狗科的进化发展及科内的分类提供了重要的新资料。

前 言

1920年法国神父桑志华在我国甘肃庆阳地区采集的三趾马动物群化石，是我国古脊椎动物研究史中第一次用现代地层古生物学方法进行的大规模发掘。这次发掘所获得的材料十分丰富。遗憾的是，对这批材料从未进行过仔细的研究。1922年11月德日进根据寄送巴黎博物馆的一小部分标本，曾在巴黎科学院作过简短报道。40年代初，德日进在对我国一些门类的化石进行总结时，也零星地提到了少量的庆阳的标本，但都未作深入系统的研究。廿年代初期瑞典人在我国采集的标本中也有一些庆阳地区的三趾马动物群的化石，但其数量远不能和桑氏标本相比。所以至今我们对庆阳三趾马动物群的了解仍极肤浅。

庆阳标本中主要有长颈鹿、三趾马和鬣狗三大类。其中鬣狗化石保存较好，多为较完整的头骨及牙床，且有新的种属。近年来鬣狗科的研究工作进展较大，原有种属的命名及分类地位也需要整理厘定。因此我们先从鬣狗类开始。

本文研究的标本包括桑氏标本54个编号及未经研究的瑞典拉氏标本一个编号。桑氏标本中有46个号保存在天津自然博物馆(编号为THP及TNP)，保存在北京古脊椎所的有桑氏标本的八个号及拉氏标本一个号(编号为V)。

根据桑志华在"十年行程录"中的记载，这些化石主要发现于庆阳北约55公里处的辛家沟，其次是在稍南的赵家岔。两地的地层情况，除厚度稍有变化外，基本一致。化石产于同一层位。

工作过程中双方有关领导曾予大力支持。古脊椎所的王哲夫、胡惠清同志为本文照

相、绘图，张宏、苏有伶及天津自然博物馆的李杏染同志对化石进行了修整，均在此一并致谢。

标 本 记 述

1. *Adcrocuta eximia variabilis* (Zdansky), 1924

Hyaena sp. Schlosser, 1903, p. 33. Tab. II, 4, Tab. III, 1—5.

Hyaena variabilis, Zdansky, 1924

Crocuta variabilis, Kurtén, 1953

Crocuta (*Percrocuta*) *eximia variabilis*, Kurtén, 1957

Adcrocuta eximia latro (Pars.) Schmidt-Kittler, 1976, pp. 62—63, Abb. 54

材料 共计九件。

TNP 03845：残破头骨前半段，牙齿保存不好，仅有左、右 P^2—P^4，左 P^4 后附尖破失；

TNP 03849：同上，仅保留左 I^{2-3}，P^2，P^4，右 I^1，C 及 P^2；

TNP 03843：右上颌带 P^2—M^1，（幼年个体，各齿均刚萌出）；

TNP 03846：一对完整的下牙床，左垂直支及联合区，右门齿、犬齿冠部、关节突及角突缺失；

TNP 03847：左下颌骨，带 I_2—M_1；

TNP 03848：左下颌骨，带 P_3—M_1；

TNP 03842：左下颌骨带 P_3—M_1；

TNP 03844：右下颌骨带 P_3—M_1；

THP 06102：右 P_3—P_4。

描述与比较 师丹斯基对这个亚种已有很详细的记述和精致的图版。庆阳的标本与师氏的记述基本一致，仅补充以下几点：1，据师氏记载，前颌骨和额骨仅在例外的情况下不相联接。庆阳的标本 TNP 03845 中，两者相接，但联接处极窄，而在 TNP 03849 上两者间以 4 mm 的距离。看来这并不是很稀有的情况。这种情况在其它地点的 *Adcrocuta eximia* 中从未发现过。2，庆阳标本中后腭孔均位于 P^2 后半部，这和师氏的大部分材料一致，但在师氏的一件标本上（Ex. 8）却位置稍后，右者介于 P^2 和 P^3 之间，左者在 P^3 之前端。Pikermi 的材料中该孔肯定是位于 P^3 前部的。3，M^1 为三角形，在师氏的标本中既有三角形的，也有和 Pikermi 那样近于横长条形的。4，下颌孔两个，前者大，位于 P_2 前半部；后者小，位于 P_2 与 P_3 之间。师氏的材料在这一点上变化较大，从一个到三个孔都有。Pikermi 的标本上只有一孔，位于 P_2 后方。我们的标本和奥尔洛夫记述的西西伯利亚的材料则完全一样。5，M_1，六件标本中有三个是有清楚的下后尖的。跟座变化较大，在 TNP 03844 上，下次尖为明显的纵嵴状，下内尖稍小，但也清楚，并有后齿带；在 TNP 03848 及 TNP 03846 中，下内尖反较下次尖大，并与三角座后壁有一细稜相连。测量及比较见表 1。

讨论 德日进 1922 年在报道庆阳的化石时，曾提出其中有与欧洲当时称之为 *Hyaena eximia* 无法分别的材料，并且也指出，M_1 上有下后尖。师氏 1924 年创立 *Hyaena variabilis* 时没有庆阳的材料。根据我们的观察，除 M_1 有时有下后尖这一点外，其它特征都与师氏材料更接近。而 M_1 有无下后尖这一点，在欧洲的材料中也是变化很大的，不能过分倚重。舒罗塞 1903 年记述的第二个 *Hyaena* sp. 也是有下后尖的。Schmidt-Kittler（1976）因此把它归入 *Adcrocuta eximia latro*。现在看来，这件标本也可以归入本亚种。

关于 *Hyaena variabilis* 和欧洲的 *Hyaena eximia* 的关系，曾引起过多次讨论。师丹斯

表1 *Adcrocuta eximia* 颊齿长度(L)测量(mm)及比较*

	A. e. eximia		*A. e. variabilis*				
	欧洲标本		拉氏山西标本		桑氏庆阳标本		
	根据 Kuetén, 1957 计算						
	N	M	N	M	TNP 03849	TNP 03845	TNP 03843
P^2	9	17.70±0.30	11	18.29±0.35	17.30	16.45	17.85
P^3	11	22.23±0.36	14	22.62±0.34		20.70	21.60
P^4	18	37.57±0.57	8	37.16±0.57	36.35	34.85	37.50
M^1(W)	3	14.10±0.20	14	14.70±0.37			14.50
					N	O. R.	
M_1	12	27.12±0.40	17	27.91±0.25	5	25.65—29.90	
P_4	15	21.99±0.27	19	22.72±0.23	6	20.25—22.90	
P_3	14	19.29±0.36	18	19.92±0.24	6	18.00—20.20	
P_2	12	15.88±0.23	13	16.48±0.22	2	15.85—16.00	

*: N为标本数量, M为均数, O. R. 为观测值范围, W为宽(表中仅 M^1 为宽度测量)

基从一开始就指出两者确实十分接近。作为新种的区别,仅仅提出在有些个体上裂齿原尖更大些,下裂齿似乎相对较短些。1941年奥尔洛夫指出,这一类 P^4 原尖的变化很大,在同一个体上左右两侧就有明显的区别,因此认为两者应为同种。1957年柯尔登认为 *Hyaena variabilis* 与 *H. eximia* 有三点不同: P^2, P^3 前、后附尖发育更弱; P^4 原尖稍大和 M_1 无下后尖。不过他认为这也只不过是亚种的区别,特别是在对大量标本进行统计后他发现,它们之间的差别比非洲现生 *Crocuta* 各亚种之间的差异还小,所以它们还应归人一个种。Schmidt-Kittler (1976) 看来也是同意这种意见的。

庆阳的标本表明,这两类动物在牙齿上的区别很小,顶多也只具有相对意义。倒是头骨上的构造,例如后腭孔的位置 (Pikermi 的显然靠后),前颌骨和额骨联接与不联接,颏孔的位置 (Pikermi 的也更靠后)等,反而有些区别。不过,上述区别还需要欧洲更多的材料来证实。根据目前的情况,我们觉得把我国的材料定为欧洲种的一个亚种更为合适。

欧洲种的属的归属也经历了相当的变动。开始,在很长一段时间内,这个种被归入了广义的 *Hyaena* 属 (*Crocuta* 也包括在内)。1931年 Pilgrim 采用了 Kaup 的意见,将 *Crocuta* 提升为属。欧洲这个种,根据其裂齿的特化程度自然也被划入了这个属。1938年 Kretzoi 把包括 *C. eximia* 在内的几个种定了一个新属: *Adcrocuta*,但没有引起人们的注意。1957年柯尔登对庞杂的 *Crocuta* 属进行了详细的对比,发现中、上新世的那些种和真正的 *Crocuta* 有较明显的不同,并启用了 Kretzoi 早已建议但未被重视的 *Percrocuta* 作为 *Crocuta* 的一个亚属。此后许多人都认为 *Percrocuta* 应提升为属。1976年 Schmidt-Kittler 进一步把 *P. eximia* 从 *Percrocuta* 中分出,按照优先权法则,采用了 Kretzoi 的 *Adcrocuta*。后者 M^1 不那么退化,总为双根; M_1 跟座大,有两或三个小尖,下内尖具功能作

用，有时有下后尖；DP_4 下后尖弱或无，跟座与三角座以明显的谷分开。这些都和 *Percrocuta* 区别明显。因此本文采用了这一意见。

2. 鼬鬣狗属 *Ictitherium* Roth et Wagner, 1854

中国的 *Ictitherium* 共定过四种：*I. gaudryi*, *I. sinensis*, *I. wongii* 及 *I. hyaenoides*。其中 *I. sinensis* 定种时仅有一件标本，此后也再未发现过。牙齿构造多少有些不正常，但从其大小和基本特征看，很可能就是 *I. gaudryi* 的变态个体。庆阳标本中这一属共有廿八号保存较好的头骨及牙床等。它们都可分别归入上述三个种。

鉴于这三个种实际上是既连续又有间断的一个形态进化序列，关于它们的分类地位及相互关系将放在最后一起讨论。

Ictitherium robustum gaudryi (Zdansky), 1924
Ictitherium gaudryi Zdansky, 1924

材料　仅有两件标本。

TNP 03823：左下颌，带 P_2—M_1 及 C 和 P_1 齿槽；

TNP 03824：右下颌，带 P_4—M_1 及 M_2 齿槽。

描述与比较　师氏材料中没有庆阳附近的材料。德日进 1922 年提到庆阳标本中有和 *I. robustum* 很接近的，大概也应归入此亚种。这次的标本和师氏描述的基本一致，只是其中一件个体稍小一点(对比下表与表 4)。

	P_2		P_3		P_4		M_1	
	L	W	L	W	L	W	L	W
TNP 03823	9.8	5.3	12.8	6.8	13.5	7.3	16.3	7.0
TNP 03824					15.0	7.8	18.1	7.1

Ictitherium wongii Zdansky, 1924

(图版 I, 1; II, 1; IV, 3)

材料　共十一件，三件头骨，余均为牙床。

TNP 03816：头骨眼眶以前的部分，带左 I^1, C, P^2—M^1, 右 I^{1-3}, C 及 P^{3-4}, 右 M^1 稍破损；

TNP 03815：破碎头骨，额、鼻部保存尚好，牙齿中仅保留左 I^{2-3}, C 及左 P^2；

TNP 03819：头骨吻部，仅保存右齿列的 C 及 P^1—P^3。系病态个体，P^4 生前即已脱落，齿槽愈合；

TNP 03822：右下颌，除关节突、角突、门齿及 P_1 外均保存较好；

TNP 03818：右下颌水平支，I_1, P_1 及 M_2 缺失；

THP 05864：同上，仅保留 P_3—M_1；

TNP 03821：左下颌水平支，门齿、P_1 及 M_2 缺失；

TNP 03820：同上，仅保留 P_2—M_1；

THP 05817：同上，仅保留 P_2—M_1；

TNP 03817：左下颌，门齿区、角突及垂直支上半部缺失，老年个体，P_4 磨蚀后分为两段，M_1 仅剩前半部；

V. 5839：一对下牙床水平支，左右 P_2—M_1 均保存完好，系庆阳教子川标本，此标本师氏未曾记述过。

描述与比较 大小与构造均基本与师氏记述的标本一致，仅个别测量稍小一些（见表 2，下牙与表 4 对比）。

表 2 *Ictitherium wongii* 颊齿测量及比较

		拉氏标本 依 Zdansky, 1924 计算			庆阳标本					
		N	O. R.	M	TNP 03816	TNP 03819		N	O. R.	M
P^1	L	13	4.8—6.2			6.9	P_1	2	3.3, 3.6	
	W	12	3.8—5.0			5.5		2	2.8, 3.0	
P^2	L	15	12.3—15.5	13.4	13.9	14.0	P_2	6	11.4—12.4	11.87
	W	12	5.6—7.5	6.4	6.5	7.2		6	5.6—6.0	5.8
P^3	L	17	14.7—17.9	16.32	16.0, 16.4	17.7	P_3	7	14.0—16.3	14.8
	W	15	8.2—9.6	8.83	8.9, 9.2	9.7		6	6.7—7.6	7.2
P^4	L	18	22.0—27.9	25.3	25.8, 25.5		P_4	6	15.0—17.4	16.2
	W	17	12.8—16.4	14.4	12.7, 12.5			7	7.0—8.2	7.8
M^1	L	17	6.7—8.7	8.0	8.2		M_1	7	17.9—20.2	19.04
	W	17	13.6—16.6	15.26	15.3			7	7.7—9.2	8.6
M^2	L	15	3.9—5.2				M_2	1	7.8	
	W	14	6.7—9.0					1	5.7	

Ictitherium hipparionum hyaenoides (Zdansky), 1924

Hyaena sp. Schlosser, 1903, p. 33.
Ictitherium hyaenoides Zdansky, 1924 (Pars.)

（图版 II, 2; III, 上; IV, 4）

材料 共十五件，其中头骨四件，牙床十件及一左后足。

TNP 03826：较完整头骨，听泡腹壁破失，犬齿以前部分及左颧弓断失；
TNP 03828：残破头骨，仅保留上腭及颅基部，齿列中仅有左 P^2, P^4—M^1, 右 P^2—M^1；
TNP 03831：上腭部，保留有左 P^2—M^2 及右 P^1—P^3 及颅基部；
TNP 03832：头骨及下颌（咬合在一起），上、下门齿缺失，犬齿刚刚萌出，右上齿列亦缺失，系一幼年个体；
TNP 03829：一对下牙床，冠状突及 I_{1-2} 缺失，左 P_3 生前脱落，齿槽已愈合；
TNP 03827：左下颌水平支，角突仅末端断失，C—M_1 保存完好；
THP 05829：左下颌，带 P_3—M_1；
THP 05820：左下颌，带 P_2—M_1；
THP 05810：左下颌，带 P_3—M_1；
V. 5840： 右下颌，带 P_3—M_1；
THP 05865：右下颌，带 P_3—M_1；
THP 05819：右下颌，带 P_2—P_4；
TNP 03825：右下颌，带 P_2—P_4；
TNP 03830：右下颌，带 P_4—M_1；
TNP 03851：完整左后足。

描述与比较 师丹斯基记述的材料中显然有另一属的（例如 Ex.7 头骨及下颌——见下一属的讨论）。庆阳的标本和除此之外的标本基本相同，其测量与比较见表 3 及 4。

表 3 ***Ictitherium hipparionum hyaenoides* 颊齿测量***

		拉氏标本 依 Zdansky, 1924		庆阳标本								
		Ex. 1	Ex. 8	TNP 03826		TNP 03828				N	O. R.	M
				左	右	左	右					
P^1	L	5.9	7.3	6.1	5.9			P_1	L	1	4.1	
	W	5.5	5.6	5.4	5.3				W	1	4.0	
P^2	L	14.6	14.4	14.6	14.4	15.1	15.0	P_2	L	4	13.5—15.0	14.3
	W	8.0	8.9	7.8	7.4	7.4	7.4		W	4	7.2—7.6	7.4
P^3	L	18.2	19.0	20.0	20.0	—	20.5	P_3	L	7	15.8—18.0	16.9
	W	10.4	11.3	10.5	10.8	—	10.2		W	7	8.3—9.2	8.9
P^4	L	28.4	30.4	27.9	—	28.5	28.3	P_4	L	8	17.0—20.0	19.1
	W	16.2	17.6	15.5	15.5	16.3	16.0		W	8	9.3—10.0	9.5
M^1	L	7.8	7.4	7.0	6.8	8.0	8.0	M_1	L	8	20.8—23.5	22.0
	W	16.3	15.1	16.2	16.0	7.0	7.0		W	8	9.3—10.5	9.8
M^2	L	4.4	5.0	4.0	4.0			M_2	L			
	W	5.7	5.9	6.7	—				W			

* 拉氏标本中混有另一属的材料，这里仅根据图版选取两件确属 *I. hipparionum hyaenoides* 的标本的测量数字。

庆阳的标本中还有一完整的左后足。在构造和大小上和西西伯利亚发现的 I. hipparionum 很接近，因此归入本亚种。

关于我国鼬鬣狗化石分类地位的讨论

我国的三种鼬鬣狗化石在形态特征上组成了一个种间稍有间断、而又大体连续的进化序列：*I. gaudryi* → *I. wongii* → *I. hyaenoides*. 这个序列的方向是：个体变大，颊齿变粗壮，裂齿后臼齿退缩，上臼齿外壁和前臼齿外壁连线间夹角变大，由 40° 左右增至 90° 左右，M^1 逐渐退缩至 P^4 后叶的内侧。

把我国的化石和国外已知种进行对比，目前还有不少困难。首先，关于 *Ictitherium* 属的含义就有争论。"分派"主张从中再分出 *Palhyaena* 和 *Hyaenictitherium* 两个属来；"合派"则把许多很原始的种也包括在内。我们主张这个属应包括在形态上介于 *I. robustum* 到 *I. hyaenoides* 之间的各种。按这种意见，这个属，除中国的种以外，还至少应有九个种。第二个困难是多数种所依据的材料都很零星，或描述不够详细。例如：*I. sarmaticum*, *I. ibericum*，（苏联），*I. nagrii*, *I. sivalensis*, *I. indicum*（印度），*I. adroveti*（西班牙）。土耳其的 *I. intuberculatum* 材料稍多，性质也较清楚，它在大小上和 *I. wongii* 接近，但 P^2 没有附尖，臼齿退化弱而和 *I. wongii* 明显有别。材料最多、分布最广、性质最清楚而又和我们的种最接近的还是两个经典的种：*I. robustum* 和 *I. hipparionum*.

庆阳的高氏鼬鬣狗只有两个下牙床。单从下牙床看，它和 *I. robustum* 很难区别，只是 P_2—P_3 相对稍短些。不过师氏定种时举出头骨和上牙齿上有许多不同点，认为可以定种。

表 4 *Ictitherium* 主要各种下颊齿测量比较

		I. robustum (依 Kurtén, 1954)			*I. gaudryi* (依 Zdansky, 1924, 计算)			*I. wongii*			*I. hipparionum* (依 Orlov, 1941)		*I. hipparionum hyaenoides* (依 Zdansky, 1924, 计算*)		
		N	O. R.	M	N	O. R.	M	N	O. R.	M	N	O. R.	N	O. R.	M
P_2	L	9	10.0—11.4	10.71	3	8.8—10.3	9.66	13	11.5—12.5	12.09	5	13.4—14.7	10	13.2—16.5	14.35
	W				3	4.6—5.8	5.20	13	5.5—7.0	6.07	4	7.0—7.5	10	6.8—8.7	7.68
P_3	L	14	12.0—14.5	13.54	4	11.6—14.0	13.12	16	14.3—16.1	15.09	6	16.5—17.8	9	15.5—18.2	17.30
	W	12	6.0—8.0	6.80	4	6.0—7.0	6.67	13	6.7—7.8	7.28	5	8.0—9.5	9	8.4—10.4	9.51
P_4	L	16	12.5—15.9	14.58	3	14.3—15.0	14.56	16	14.7—18.3	16.75	5	18.3—20.6	10	18.1—22.3	19.67
	W	14	6.5—8.0	7.34	3	7.5—7.7	7.57	14	7.7—8.9	8.28	4	9.0—9.8	9	9.7—10.9	10.34
M_1	L	16	16.0—18.5	17.34	3	17.4—18.6	17.83	14	18.5—20.7	19.69	2	22, 23.5	8	21.0—24.8	22.79
	W	15	6.8—9.0	7.86		7.3—7.6	7.43	12	7.8—9.1	8.40	2	10.3, 10.0	9	9.3—10.9	9.99

* 不包括已列入另一属的 Ex. 7 和 20。

翁氏鼬鬣狗，师氏把它和 *I. hipparionum* 相比，指出有六点区别。不过，据我们看，只有其中的 1，3 两点比较可靠，即：鼻骨的形状和上臼齿与前臼齿外缘连线间之夹角。但整个看来，*I. wongii* 显然介于 *I. robustum* 和 *I. hipparionum* 之间，而不同于任何一种。这在个体大小、前臼齿粗壮程度和臼齿退化的情况上都可以看出。

I. hyaenoides，近来有人把它看作一个单独的属：*Hyaenictitherium*. 我们的看法则相反，认为它也许只是 *I. hipparionum* 的一个地区亚种。其实师氏在定种时就指出，这两个种个体变异较大，但基本一致，很难区分。他只提出了两点区别：一是中国的种 M^1 更退化些（师氏称为更原始些），二是下颌的形状不同。后一区别和年龄关系较大，似不能过分倚重。从基本形态、大小和进化程度上看，这两个种是十分接近的，只是中国的种变异范围更大，其个体大和特化程度较高的已超过了 *I. hipparionum* 的变异范围。只能把它看作一类更特化了的 *I. hipparionum*，而不会是现生鬣狗的祖先（见后），所以，无论从形态上还是从进化上讲，都不应该把它单独建立一个属。

这样，*I. gaudryi* 和 *I. robustum* 以及 *I. hyaenoides* 和 *I. hipparionum* 就可以看作是分别处于大体相同进化水平的两对地区替代种。*I. gaudryi* 在形态上和 *I. robustum* 区别明显些，可以分为两个种；*I. hyaenoides* 在形态上和 *I. hipparionum* 很难区别，这也可能是分布区域重叠或杂交的结果。因此，也许目前暂定为亚种为宜：*I. hipparionum hyaenoides*。

I. wongii 显然不同于上述两对替代种，又是在我国个体发现最多的一个种，仅以头骨和牙床为代表的个体就已超过一百了。它大概是亚洲地区所特有的一个代表种。

3. *Palinhyaena*[1] gen. nov.

属型种　*P. reperta*

特征　齿式与鼬鬣狗同，个体接近于 *I. wongii*，但特征上更接近于现生的鬣狗：吻短，眶前孔位于 P^3 中线稍后水平，前腭孔细长，左、右两孔不平行，前端逐渐趋近，后腭孔位于 P^2 前半部水平；I^{1-2} 后缘有明显的两个尖，C 与 P^1 间齿隙很小，前臼齿冠高而粗壮，P_{2-3} 前边的小尖不发育或无，P_2 相对较小，P_3 则相对较大，M^1 前后方向更短，M_1 跟座低小短窄，下次小尖不明显。

产地及层位　甘肃庆阳及山西保德；保德组，中上新世。

Palinhyaena reperta[2] sp. nov.

（图版 II，3；III，中、下；IV，1；V，3；VI，1）

特征　门齿前缘平直，P_2 相对更小，P^2 长轴与上颌外缘一致。

材料　共十五件；头骨四件，余皆为下颌。

正型标本：

---

1) Palin，希腊文，重演。鬣狗科中向现生鬣狗方向的演化显然有几次，本属是继 Percrocuta，Adcrocuta 之后的又一次。

2) repert，拉丁文，重发现的。德日进 1922 年曾提到庆阳的鼬鬣狗中有些和现生鬣狗接近者，这一点直至 50 多年以后才重又发现。

TNP 03838：头骨，两侧的 C 及 M^2，左侧门齿及 P^1，右 I^1 缺失；颧弓不完全，左侧翼骨部分，听泡和枕髁亦缺失；

其它材料：

V. 5845：上腭，除 M^2 及右 P^1 外齿列保存完整；
V. 5843：右 P^2—M^1；
V. 5842：左 P^1—M^2；
TNP 03837：左下颌，齿列中仅 I_1 和 P_1 缺失，关节突、角突及冠状突顶端破失；
TNP 03840：左下颌水平支，带 I_3—M_1；
TNP 03833：左下颌水平支，带 C—M_1；
TNP 03834：左下颌水平支，带 C—M_2；
TNP 03839：右下颌，带 P_2—M_2，关节突、角突及冠状突顶端缺失；
TNP 03841：右下颌水平支，带 C—M_2；
V. 5844：右下颌水平支，带 C—M_2；
V. 5841：右下颌水平支，带 C 及 P_2—M_2；
V. 5846：右下颌水平支，带 P_2—M_2；
THP 05828：右下颌前半段，M_1 裂叶以后部分断失，带 I_3—M_1；
TNP 03835：右下颌前半段，P_4 以后部分无，带 I_3、P_2—P_4。

描述与比较 头骨上眶前孔位于 P^3 中线稍后，这一点和已知鼬鬣狗各种都不同，在后者中它总位于 P^3 后缘或 P^4 前缘，这一点和现生鬣狗者相近。左、右前腭孔不互相平行，而向前趋近，这种情况也与现生鬣狗接近；后腭孔位于 P^2 之前端，这一点也是和鼬鬣狗不同，而与现生鬣狗者接近的。吻部显著较短，这一点也接近现生鬣狗（图 1）。根据我们对未受变形的少数标本的测量，其对比如下：

	P^2 前缘至门齿前缘长(L)	P^2 处上颌宽 (W)	L/W
V 5845	32	41	78
I. wongii (Ex. 1)	36	34	94.4
I. h. hyaenoides (Ex. 8)	48	49	102
Crocuta crocuta	46	56	82

亦即在鼬鬣狗中长宽大致相等，而在 *Palinhyaena* 和 *Crocuta* 中长仅为宽的 4/5 左右。与上颌相对应，下颌联合区亦较短，形状也不一样：在鼬鬣狗中这一面较细长，其下缘与下颌下缘之间的夹角较大，而新种的这一面短，上述夹角仅约 140° 左右（图 2）。在这一点上新种又是和现生鬣狗接近。

门齿前缘近一直线，而不似鼬鬣狗那样为一弧形，门齿较粗壮，后齿带发育，I^{1-2} 分为两个小尖。犬齿与 P^1 间的齿隙短。

整个齿列齿冠相对较高，这在裂齿前的前臼齿(P_1 除外)上表现得最清楚。表 5 是未经磨蚀的齿冠高与长的测量及比较。从表 5 可以看出，除 P^2 差别稍小外，新种的冠高总在冠长的 4/5 以上，而鼬鬣狗者却仅有 3/5 左右。

新种颊齿的测量见表 6、7。从长度看，它和 *I. wongii* 几乎一致，但宽度除裂齿外却相差较大(见表 8)。大致地说，*Ictitherium* 前臼齿宽一般不超过其本身长的 1/2，而在新种中则总是超过 1/2。图 3 是根据表 8 下颊齿部分作的图解，两者的关系看得很清楚。

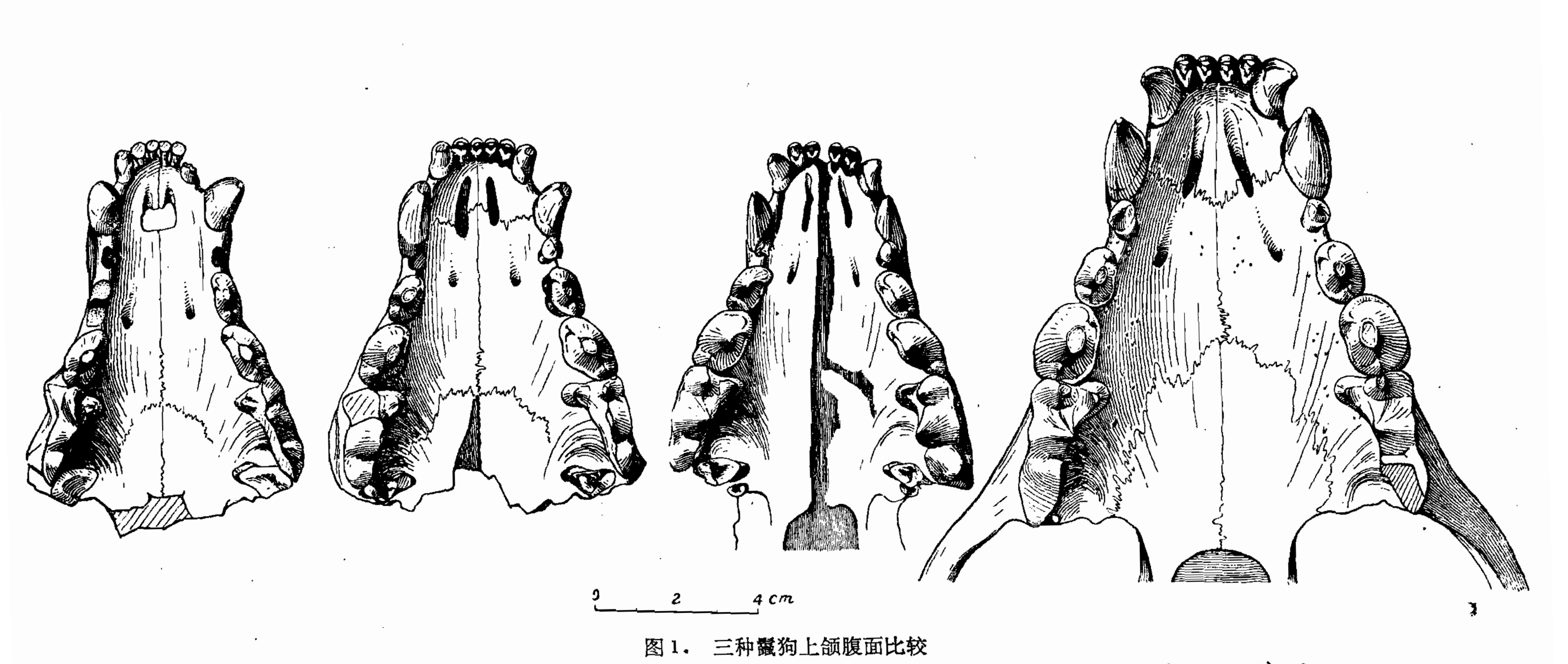


图 1. 三种鬣狗上颌腹面比较

自左至右 (from left to right): *Ictitherium wongii* (TNP 03816); *Palinhyaena reperta* (V. 5845); *P. imbricata* (TNP 3850); *Crocuta crocuta*.

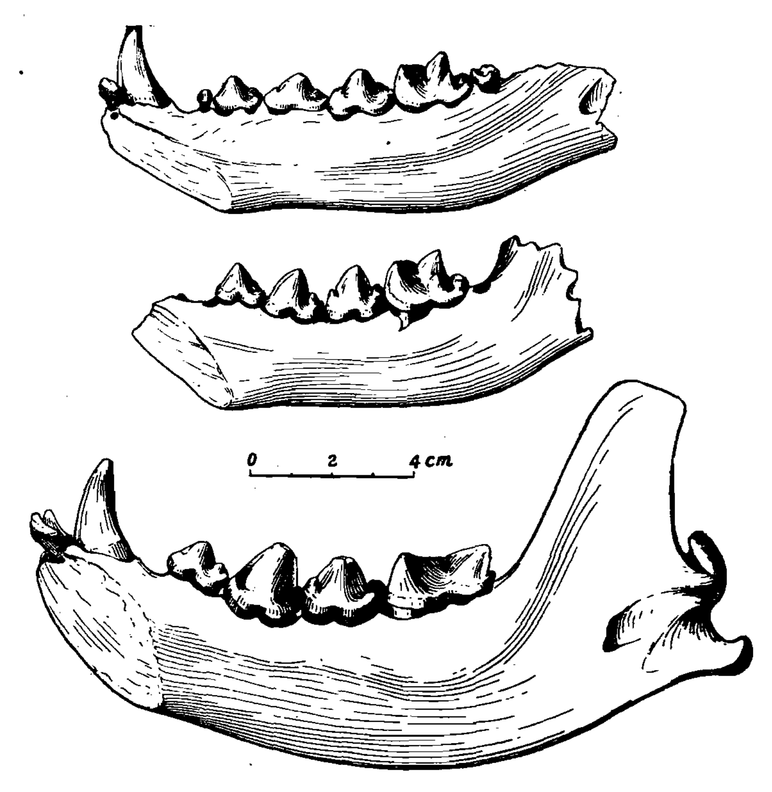


图 2. 下颌骨内侧面的比较。上. (above) *Ictitherium wongii*; 中. (middle) *Palinhyaena imbricata*; 下. (lower) *Crocuta crocuta*

表 5 *Palinhyaena* 和 *Ictitherium* 前臼齿冠高、长及其比例

		P. reperta		*I. wongii*	*I. hipparionum hyaenoides*	
		TNP 03838		Lok. 109	TNP 03832	Ex. 9
P^2	L	13.4		11.7		17.0
	H	10.0		7.9		12.0
	H/L	74.6		67.5		70.6
P^3	L	17.0		15.0	20.0	20.0
	H	14.0		9.7	11.8	15.0
	H/L	82.4		64.6	59.0	75.0
		V. 5846	TNP 03839	Ex. 27		
P_2	L	11.8	12.4	12.0		
	H	10.2	10.0	6.5		
	H/L	86.5	80.6	54.2		
P_3	L	14.8	15.0	14.4	17.1	
	H	13.3	13.0	8.0	11.0	
	H/L	90.0	86.7	55.5	64.3	
P_4	L	16.7	16.6	16.3		
	H	13.3	13.3	10.0		
	H/L	80.0	80.0	61.3		

表 6　*Palinhyaena reperta* 上颊齿测量

		V. 5845 左 (L.)	V. 5845 右 (R.)	TNP 03838 左 (L.)	TNP 03838 右 (R.)	V. 5842	V. 5843	均数 (M)	实测范围 (O. R.)
P^1	长 (L)	5.85	5.25 (alv.)	6.75 (alv.)	5.95	6.00		5.96	5.25—6.75
	宽 (W)	4.90	4.50	5.20	4.80	4.90		4.86	4.50—5.20
P^2	长 (L)	12.75	12.60	13.15	13.40	13.30	13.15	13.06	12.60—13.40
	宽 (W)	7.65	7.50	7.75	7.80	7.60	7.50	7.63	7.50—7.80
P^3	长 (L)	17.75	17.90	17.00	16.95	18.00	17.30	17.48	16.95—18.00
	宽 (W)	11.00	10.85	11.65	11.40	10.90	11.00	11.13	10.85—11.65
P^4	长 (L)	24.90	24.80	26.75	26.50	27.40	26.40	26.13	24.80—27.40
	宽 (W)	15.25	13.25	15.00	15.15	16.50	13.80	14.83	13.25—16.50
M^1	长 (L)	6.50	6.00	6.25	5.45	6.50	5.50	6.20	5.50—6.50
	宽 (W)	13.25	13.75	13.00	12.80	14.80	12.80	13.40	12.80—14.80
M^2	长 (L)					3.50			
	宽 (W)					6.15			

表7 *Palinhyaena reperta* 下颊齿测量

		标本数量 N	实测范围 O. R.	均数 M	标准差 S. D	变异率 V
P_1	长 (L)	7	2.50—4.85			
	宽 (W)	7	2.10—3.90			
P_2	长 (L)	11	11.75—12.70	12.27±0.09	0.30±0.06	2.46±0.53
	宽 (W)	11	6.95—8.30	7.70±0.12	0.41±0.09	5.32±1.13
P_3	长 (L)	11	14.80—16.25	15.53±0.18	0.61±0.13	3.92±0.84
	宽 (W)	11	8.70—10.35	9.51±0.16	0.54±0.11	5.68±1.21
P_4	长 (L)	11	16.10—18.00	16.91±0.19	0.64±0.14	3.78±0.81
	宽 (W)	11	9.00—10.30	9.55±0.14	0.47±0.10	4.92±1.05
M_1	长 (L)	9	19.50—21.00	20.37±0.17	0.50±0.12	2.41±0.57
	三角座长 (L of Trig.)	9	15.00—16.80	15.73±0.18	0.56±0.13	3.55±0.84
	宽 (W)	9	9.00—10.25	9.37±0.14	0.41±0.10	4.37±1.03
M_2	长 (L)	7	4.20—5.50			
	宽 (W)	7	3.10—4.65			

表 8　齿冠长宽比例（W/L）的比较

	Ictitherium wongii (依 Zdansky, 1924 计算)			*Palinhyaena reperta*		
	N	(O. R.)	均 数 (M)	N	(O. R.)	均 数 (M)
P^2	12	45.4—51.2	48.37		57.0—60.0	58.45
P^3	15	51.2—55.0	53.84		60.0—68.5	63.75
P^4	15	53.0—62.5	56.15		52.3—61.2	56.77
M^1	15	182.1—210.2	195.23		203.8—234.9	222.60
P_2	12	46.4—56.0	50.01	11	58.6—69.1	62.74
P_3	13	46.6—50.3	48.04	12	54.5—65.3	60.88
P_4	14	46.1—51.8	48.99	12	53.1—58.8	56.25
M_1	12	40.2—44.4	42.36	10	43.1—46.7	45.34

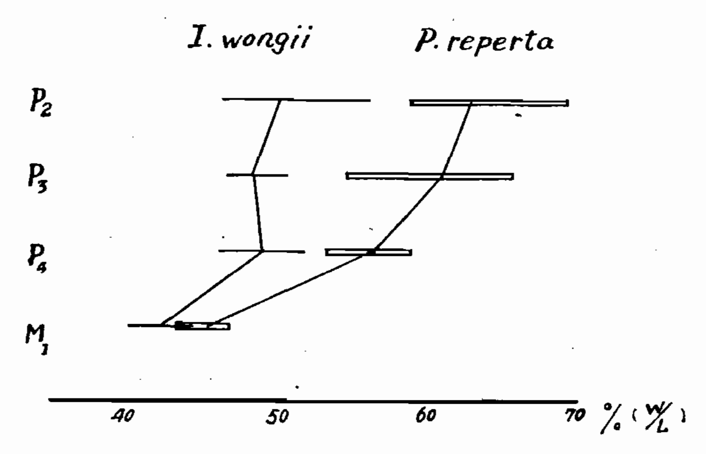


图 3　下颊齿长宽比例之比较

横线代表观测范围（O. R.），纵向折线系通过均数（M）之连线。

新种和 *I. hipparionum hyaenoides* 在牙齿粗壮程度上差别较小，但在个体大小和各牙之间的比例上却区别明显。我们将师丹斯基的 *I. hipparionum hyaenoides* 的材料和新种的平均值作了比较（图 4），发现除了 Ex. 7 和 20 外，均与新种有明显的差别，亦即 P_3 相对较小。Ex. 20 我们未画入图中，这里的测量大概有误差。Ex. 7 则明显地与新属一致，为了表明这一点，我们选了新属的两个数值，这两个数值恰巧可以把它包含在其中。而根据头骨的特征判断，Ex. 7 显然应该归入本属的另一个种（见后）。

新种在颊齿的形态上也与鼬鬣狗不同。P^{2-3} 基部内侧在前尖之后总有一凸起，内齿带也较为明显；P_2 的前尖几乎完全不发育，后尖也小；P_3 的前尖几乎总是无的，M^1 更为短宽（见表 8），原尖、前尖和后尖组成的三角形相当窄长，不似鼬鬣狗那样近一正三角形。M^2 退化的程度较高，与 *I. h. hyaenoides* 中退化较甚的相似（图 1）。M_1 的下后尖相对较小，跟座明显的低小窄短，这从图 5 中就可看出。在构造上，下次小尖发育弱，下次尖和下

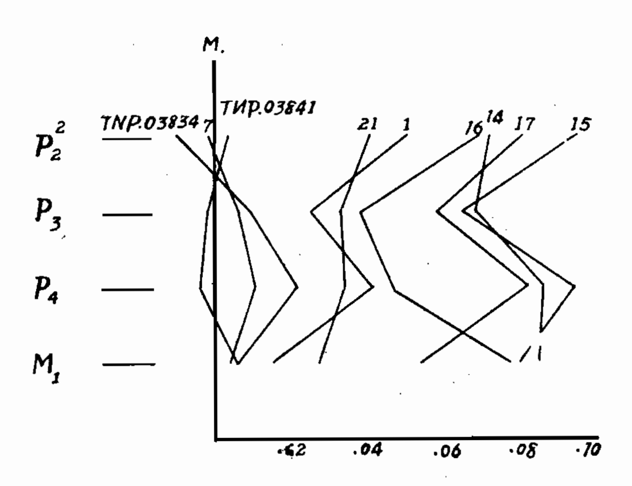


图 4 *Palinhyaena reperta* 和 *Ictitherium hipparionum hyaenoides*
下颊齿比例图解（ratio diagram）
（以 *P. reperta* 之均数为纵坐标 M. TNP 03834 和 TNP 03841 为 *P. reperta*.
7 为 Zdansky 所定之 *I. hyaenoides*, *P. reperta*; 余皆为 *I. h. hyaenoides*.

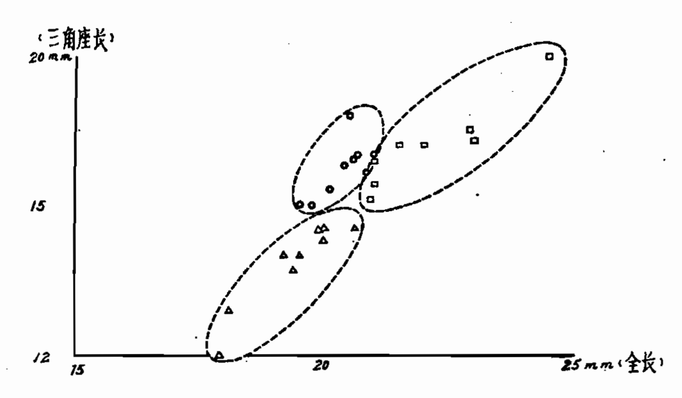


图 5 M_1 全长与三角座长之比（$L_{Tr.}/L$）
△ *I. wongii*; □ *I. h. hyaenoides*; ○ *P. reperta*.

内尖相距较近，都较高耸，这和 *Ictitherium* 三尖组成一半圆状钝嵴的情况是不同的（图6)。

新种在牙齿上虽已相当进化，但下颌骨的高度却仍大致与 *I. wongii* 差不多，两者在 M_1 处的高都仅为 25 mm 左右，*I. h. hyaenoides* 此处的高度总在 30 mm 以上，甚至达 35 mm。不过新种在厚度上却较 *I. wongii* 更厚些，前者一般为 13 mm 左右，而后者仅 10—11 mm。

***P. imbricata* sp. nov.**

Ictitherium hyaenoides Zdansky, 1924 (pars) Ex. 7, pl. XVIII, Fig. 1—2.

(图版 IV, 2; V, 1—2)

特征 个体比属型种稍大，前臼齿稍更粗壮，排列更紧密，成覆瓦状。门齿前缘成微弧形凸出，P^2 比例上稍大一点，M_1 跟座稍宽。

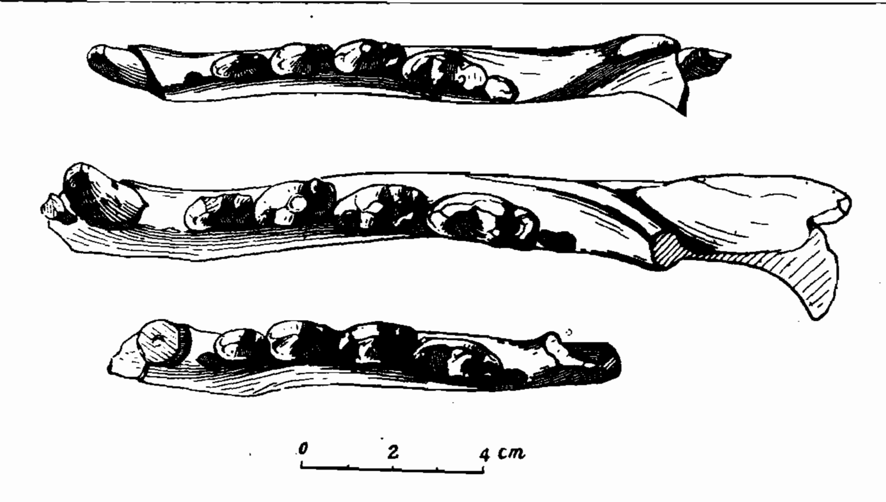


图 6　下颊齿之比较。上．(above) *I. wongii*(TNP 03822)；中．(middle) *I. h. hyanoides* (TNP 03829)　下．(lower) *P. reperta* (v.5846)

材料：　仅两件标本。

正型标本：

TNP 03850：头骨及下颌，关节突以后部分断失，幼年个体；

其它材料：

TNP 03836：头骨，眶后部分保存不好，带 C，左 P^{3-4}，右 P^1—M^1，次老年个体。

描述与比较　TNP 03836 标本中右后腭孔比正常的位置更靠后一点，位于 P^2 中线处 I^{1-2} 后缘两小尖很发育。M^1 原尖前后嵴不似前一种那样直，而稍成弧形（与 *Ictitherium* 相似）；P^2 后端显著地较宽，P^3 也更粗壮，P^2 和 P^3 长轴斜交很明显；M_1 下后尖稍大，跟座中下次尖和下内尖间距离稍宽。

师丹斯基归人 *I. hyaenoides* 的 Ex. 7，无论从大小和特征上都应归入本种。它的齿冠高度显然高于 *I. hyaenoides* 其它各标本，腭孔及眶前孔的位置也与本属一致。P^{2-3} 排列紧密，成覆瓦状。唯一的区别是 P^3 的前尖发育较清楚。Ex. 7 的下牙，根据测量也恰与本属一致(见图 4)，看来应一并归入本种。大小比属型种稍大(对比下表及表 6、7)。

		P^1		P^2		P^3		P^4		M^1		M^2	
		L	W	L	W	L	W	L	W	L	W	L	W
TNP 03836	左					19.2	12.5	28.0					
	右	6.2	5.2	14.1	7.8	19.0	12.8	27.9	16.4	6.7	14.5	3.0	5.0
TNP 03835		6.4	5.2	14.2	8.0	18.0	11.7	27.4	16.4	6.5	13.3	3.0	5.0
		P_1		P_2		P_3		P_4		M_1		M_2	
				12.8	7.8	15.0	9.7	17.0	9.8	21.5	9.6	5.2	4.2

4. *Lycyaena spathulata* sp. nov.

(图版 VI, 2)

材料　V. 5847：仅一段下颌骨，带 P_1—P_4 及 C 的齿根。

描述　下颌水平支在颏孔处之高为 30 mm, P_4 之后处的高为 28 mm。单颏孔，大，位于 P_2 正下方。犬齿和所有前臼齿间均有齿隙。P_1 很小，但齿冠相当高，P_2 — P_4 冠高，前后嵴很锐利，嵴的两侧都有槽状细沟，舌侧者尤为明显。P_2 无真正之前尖，仅在基部稍有突起；P_3 已有小之前尖，P_4 前尖很大，位置高。P_2 — P_4 的后尖都很发育，嵴很发育，成刃状。P_4 后尖之后还有一分离明显的小尖，呈向内后方的斜脊状，P_4 内后方之齿带不似 *Ictitherium* 或 *Palinhyaena* 那样发育。其测量与对比如下：

	P_1			P_2			P_3			P_4		
	L	W	H	L	W	H	L	W	H	L	W	H
V. 5847	4.7	4.4	5.2	14.2	7.7	11.4	18.3	9.3	14.0	21.4	10.5	15.8
L. chaeretis (依 Pilgrim, 1931)				15.1—16	7.1—7.7		17.2—20.0	9.5—9.6		20.2—22.0	10.1—11.0	
L. maerostoma (依 Pilgrim, 1931)				15.0			19.1—20.0	11.0—11.1		23.7—24.2	11.7—11.9	
L. parva (依 Pilgrim, 1931)										18.6	9.7	

比较与讨论　庆阳这件标本和 *Lycyaena chaeretis* 在牙齿的基本特征上十分接近：如齿列稀疏，成直线排列，齿冠高而侧扁，后小尖发育，位置较高等。但其下颌显然较低，它在 M_1 处的高不会超过 30 mm。而在后一种中该处高为 35—41 mm。另外，根据测量，新种的 P_2 显著较小。*L. macrostoma* 个体大，特别是牙齿粗壮，这从测量上很容易看出来。*L. parva* 牙齿显然比新种小，但下牙床高度并不小，M_1 处高为 31.8 mm。非洲一些归入此属的种 (Ewer, 1955)，构造进步得多，其归属显然是有问题的 (Galiano et al. 1977)。师丹斯基 1924 年曾记述了一件保德的头骨前部，定为？*L. dubia*。种名和属前的？都表明了原作者对这一归属的怀疑。柯尔登把它看作是 *I. hyaenoides* 的偏离个体（因为没有 M^2）。这件标本无法和我们的标本直接对比，但它的齿冠显然较低，这在磨蚀较轻的 P^2 上看得较清，此外其前、后脊也不那么锐利，P^3 上的后尖也不高而扁。所以它很可能不应归入此属，至少和我们的标本不会是同一种。如果确是这样，庆阳这件标本就是我国第一件真正的 *Lycyaena* 化石了。

关于现生鬣狗起源问题的讨论

现生鬣狗的起源是鬣狗科化石研究中一个相当重要的问题，对认识鬣狗科的进化型式和分类有很大的影响。但是这个问题却一直没有较好地解决。其主要的原因是在化石中一直找不到现生鬣狗比较直接的祖先。*Palinhyaena* 的发现填补了这个空白。

1. 过去的主要看法

Gaudry 是第一个比较详细地讨论过现生鬣狗起源的古生物学家。基于当时的认识水平，他认为现生鬣狗的共同祖先就是“*Hyaena*”(= *Adcrocuta*) *eximia* (1862—67)。

师丹斯基在研究中国的材料时(1924)指出："*Hyaena*" *honanensis* 在 P^4 内尖及三叶的比例上和斑鬣狗很接近，所以认为应是后者的祖先。

Pilgrim 曾对欧、亚大陆的鬣狗化石进行过深入的研究。1931 年首先清楚地把 *Crocuta* 从 *Hyaena* 中分出，并认为前者早在蓬蒂期之前就已出现（如印度的 *C. carnifex*），但 *Hyaena* 属却是在第三纪末出现的。对此他提出两种可能的解释：一是 *Hyaena* 从 *Lycyaena* 的某个边缘种中产生，和 *Crocuta* 平行进化，但进化水平稍低；二是整个鬣狗科都是从外地迁入的。*Ictitherium*, *Lycyaena*, *Hyaena* 和 *Crocuta* 依次在不同的时期迁入欧洲。他本人比较相信这个发源地是非洲。

柯伯特在这方面似乎比 Pilgrim 反而后退了。他在讨论通古尔的鬣狗化石（定为 *Crocuta* 属）时（1939）认为：*Hyaena* 和 *Crocuta* 之间没有一条截然分明的界限。这样他就把这两个属的共同起源大大地推前了，推至晚中新世之前。

从 50 年代开始，这个问题吸引了更多人的注意。其中贡献最大的是 Kurten，是他以令人信服的分析证明了所有上新世以前所谓的 "*Crocuta*"，其实和现生的斑鬣狗是根本不同的。其次他认为现生鬣狗都是在第四纪前不久才产生的。但他提不出具体的种属来。不过他相信 *Hyaena* 可能起源于非洲，而 *Crocuta* 则可能起源于印度。

Kurten 之后又提出过许多复杂的方案。例如 Thenius（1966）认为：*Lycyaena* → *Crocuta*; *Ictitherium* → *Hyaena*; Crusafont-Pairo and Petter（1969）则认为现生鬣狗都是很早就从 *Percrocuta* 这一支中产生出来的。Ficcarreli 和 Torre 还同意师氏的观点，认为 *Crocuta* 是从"*Hyaena*" *honanensis* 中产生的，但 *Hyaena* 却起源于 *Ictitherium*。最近，Schmidt-Kittler 在研究土耳其的材料时(1976)指出：从中新世后期开始就有两大支，一支为 *Protictitherium* → *Ictitherium* → *Hyaena*；另一支则为 *Miohyaena* → *Crocuta*。最后，Galiano 和 Frailey 用分支系统学的方法分析，认为现生鬣狗都是 *Hyaenictitherium*（＝*Ictitherium hyaenoides*）的姐妹组，而 *Hyaena* 又和 *Crocuta* 为姐妹组。

上述的种种看法，最后可以归结为两个问题：1. 一些早期向"食骨"方向特化的种属，例如 *Percrocuta* 等，会不会是现生鬣狗的祖先？2. 在其余那些显然比现生鬣狗原始的化石中有无现生属的比较直接的祖先？

对于第一个问题，自 Kurten 以后越来越多的人已同意把 *Percrocuta* 和 *Adcrocuta* 与现生属分开并把它们看作进化的旁支。确实，从表面上看，它们和现生鬣狗，特别是斑鬣狗，十分近似。但是，它们没有现生鬣狗所特有的一些性状（*Palinhyaena* 却有！），如腭孔、眶前孔的位置等。在适应"食骨"的机制上它们也和现生属不同，不是特别加强 P3，而是所有的前臼齿都变粗壮。它们还有一些独特的性状，如前臼齿附尖特别发育等等，甚至在某些性状上，例如 P^4 内尖和 M_1 下后尖，在进化程度上还高于现生鬣狗者。所有这些都说明了，它们是从鬣狗科主干中很早就已分出并很快特化了的。所以它们不会是现生属的较直接的祖先，更不应归入现生属。

第二个问题须逐项分析：首先，关于 *Lycyaena* 现在已普遍认为它和 *Euryboas* 及 *Chasmaporthetes* 组成单独的一支，与现生鬣狗有不同的进化方向。*Ictitherium* 作为现生鬣狗的祖先的模式是很合适的，但构造过于原始，形态差距太大，两者之间一直没有找到中间类型，时代又相当晚。所以无法把它看作是 *Hyaena* 的祖先。*I. hyaenoides* 由于在该

属中进化水平最高，有人把它视作单独的属，*Hyaenictitherium*，并认为可能是现生鬣狗的祖先。其实它仍然是典型的 *Ictitherium*，和现生鬣狗差别很大，不能作为后者的祖先。*Miohyaena* 由于比与其同时代的 *Protictitherium* 更进步一些，有人认为它可能是 *Crocuta* 的祖先。这种情况和 *Ictitherium* 的有点类似：两者形态差距太大。不过，如果将来能证明它和 *Palinhyaena* 有较近的系统关系，那它就可能是现生鬣狗这一支中更老的祖先类型，或这一类群的旁支成员了。

"*Hyaena*" *honanensis* 和 *Hyaenictis* 的材料都很少，其真正性质还不十分明了，还需要进一步工作。

2. *Palinhyaena* 与现生鬣狗的关系

上面的讨论表明，到目前为止还没有一种化石可以看作现生鬣狗比较直接的祖先。*Palinhyaena* 似乎恰好填补了这个空白。

从表面上看，*Palinhyaena* 远不如 *Percrocuta* 等那样和现生鬣狗接近。它的个体只有中等 *Ictitherium* 那样大，齿列也和 *Ictitherium* 一样：具有相当发育的 M^1，有 M_2^2，P_1^1 一般总是保存，I_3^3 和 C 均未粗壮化，裂齿基本处于 *Ictitherium* 的水平，即 M_1 有明显的下后尖，三尖的跟座等。

但是，*Palinhyaena* 却无疑比任何其它已知化石属，在系统关系上，都与现生属关系更近。只有它才和现生鬣狗共具其它各属都没有的"共近裔性状"：眶前孔位于 P^3 中线之后，后腭孔位于 P^2 中线之前；I^{1-2} 后缘有清楚的两个小尖；前臼齿中唯 P3 相对最为粗壮，前臼齿附尖退化，整个吻部短宽等。我们核查了所有可能利用的标本及资料，发现上述几点是基本可靠的。

有趣的是，*Palinhyaena* 的两个种分别显示了 *Hyaena* 和 *Crocuta* 的一些特征。*I. imbricata* 整个说来，稍显原始，而且颊齿呈覆瓦状。这和 *Hyaena* 的特征是吻合的。而 *P. reperta* 则与 *Crocuta* 更为接近。所以我们觉得，*Palinhyaena* 极可能是现生两属鬣狗的共同祖先。

至于 *Palinhyaena* 本身的起源，目前资料还少，难以判定。不过很可能是从 *Protictitherium* 或 *Miohyaena* 类群中产生出来的。

3. 鬣狗科的进化型式和分类问题

Palinhyaena 的发现使我们对这个问题有了一些新的看法。首先，现生两属鬣狗，看来都是在上新世中期由 *Palinhyaena* 中产生的，它们既不是两个独立发展的分支，也不是很早就产生了的。*Percrocuta*, *Adcrocuta*, *Ictitherium hyaenoides* 这些早期获得"食骨"适应特征的种属，实际上只是鬣狗科主干的一些旁支。鉴于它们发育的时代不同，甚至有时代早适应特征反而更特化的情形，加之它们又各具自己的特点，这只能用平行进化才可以解释。还有一个有趣的现象是，上述属种，虽为平行进化的不同支，但它们适应"食骨"的机制却相同，而都和现生鬣狗者不同，即全部前臼齿变粗壮，而不是只加强 P3。这和上世纪末科瓦列夫斯基所提出的"适应进化"和"非适应进化"(adaptive evolution and inadaptive evolution) 的概念十分吻合。"食骨"无疑是鬣狗科主要的进化方向。把咬碎骨头的力量集中在一个

牙齿上，P3，无疑是效能更高的。这样可以使肌肉、关节和下颌的作用力集中于一点，既可以节省肌肉的咬合力，又会减少牙齿及齿骨因力量分散而造成损伤的可能。这与科氏的"适应进化"概念恰相吻合。另一方面，*Percrocuta* 等前臼齿全部加粗，虽然也可适应于同样目的，但却不符合效能原则，在自然选择中是竞争不过前者的。这就是科氏的"非适应进化"。这也大概就是现生鬣狗取代它们的原因之一。另外，这种"非适应进化"的方式，大概比较容易发生，所以在进化的早期一再发生，例如在这里就至少发生过三次；而"适应进化"似乎较难产生，产生的时间也较晚，但一经产生就可很快取代前者。这大概是生物进化中带普遍性的规律，也是生物进化中平行进化很多的原因之一。

如果鬣狗科的进化确如上述，那么现有的科内分类，例如分成 Ictitheriinae, Hyaeninae 等，也相应地应予修订。这个问题我们将在研究完拉氏的鬣狗化石以后再讨论。不过，就已有的资料判断，除了 *Proteles* 因无化石无法讨论外，鬣狗科还可分为三支：一为早期向"食骨"方向特化的种类，如 *Percrocuta Adcrocuta* 等；一为 *Lycyaena* 及以后的 *Chasmaporthetes* 和 *Euryboas*；主干则是由 *Protictitherium* 或 *Miohyaena*，通过 *Palinhyaena* 至现生鬣狗这一支。*Ictitherium* 以及一些和现生鬣狗较接近的种属大概也都应归入这一支。

（1979 年 3 月 9 日收稿）

主 要 参 考 文 献

Borissiak, A., 1915: Mammiferes fossiles de Sebastopol, II. Mem. Com. Geol. Petrograd, N. S. Iivr. 137, pp. 1—47.

Colbert, E. H., 1939: Carnivora of the Tung Gur Formation of Mongolia. Bull. A. M. N. H., Vol. 76. pp. 47—81.

Crusafont-Pairo M. et G. Petter. 1969: Contribution a l'etude des Hyaenidae, la Sous-famille des Ictitheriinae. Ann. de Paleontologie, Tom. LV, fasc. 1, pp. 89—127.

Ewer, R. F., 1954: Some adaptive features in the dentitions of Hyaenas. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 12:7, pp. 188—197.

Ficcarelli, G. et Torre, 1970: Remarks on the taxonomy of Hyaenidae. Paleontologica Italica, Vol. 66, mem. 2, pp. 13—33.

Galiano, H. et D. Frailey, 1977: *Chasmaporthetes kani* n. sp. from China with remarks on generic relationships within the Hyaenidae. Amer. Mus. Nov. 2632.

Gaudry, A., 1862—67: Animaux fossiles et geologie de l'Attique.

Kurten, B., 1954: The type collection of *Ictitherium robustum* and the radiation of the Ictitheres. Acta Zool. Fennica, 86, pp. 1—26.

Kurten, B., 1956: The status and affinities of *Hyaena sinensis* Owen and *Hyaena ultima* Matsumoto. Amer. Mus. Nov. No. 1764.

Kurten, B., 1957: *Percrocuta* Kretzoi. A group of neogene hyaenas. Acta. Zool. Cracov., 16, pp. 375—404.

Licent, E., 1924: Comptes-Rendus de dix annees (1914—1923).

Orlov, J. A., 1941: Tertiary Carnivora of West Siberia. IV. Hyaeninae, V. Ictitheriinae. Trav. de l'Inst. Paleon. URSS, 8:3.

Ozansoy, F., 1965: Etude des gisements continentaux et des mammiferes du Cenozoique de Turquie. Mem. Soc. Geol. France, N. S. T. 44, Fasc. 1. N. 102.

Pilgrim, G. E., 1931: Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe.

Pilgrim, G. E., 1932: The fossil Carnivora of India. Paleontologia Indica, N. S., 14, pp. 1—232.

Schmidt-Kittler, N., 1976: Raubtiere aus dem Jungtertiar Kleinasiens. Palaeontographica, Abt. A. Bd. 155, pp. 1—131.

Simpson, G. G., 1941: Large Pleistocene felines of N. America. Am. en Mus. Nov., No. 1136, pp. 1—27.

Simpson, G. G., Roe A. et R. C. Lewontin, 1960: Quantitative Zoology.

Teilhard de Chardin, P., 1922: Sur une faune des terres rouges Pontiennes de China Occidentale. C. R. de l'Acad. de Sciences de Paris, Novemb., 1922.
Teilhard de Chardin, P., 1941: Early man in China. Inst. de Geo-Biologie, No. 7.
Thenius, E., 1966: Zur Stammesgeachichte der Hyaena. Z. f. Saugetierkunde, 31, heft 4 pp. 293—300.
Zdansky, O., 1924: Jungtertiare Carnivoren Chinas. Pal. Sin. Ser. C., 5, Fasc. 1.
Меладзе, Г. К., 1967: Гиппарионовая Фауна Аркнети и Базалети.

HYAENIDAE OF THE QINGYANG (K'INGYANG) HIPPARION FAUNA

Qiu Zhan-xiang[1)]
(*Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica*)
Huang Wei-long Guo Zhi-hui
(*Tianjin Natural History Museum*)

Summary

The rich collection of the Qingyang hipparion fauna discovered by E. Licent in 1920 unfortunately has not yet been studied systematically, except several short notes by Teilhard de Chardin before 1945. Among various groups of the collection Hyaenidae is the most important one, both on account of its abundance in forms as well as its better state of preservation.

The material here studied consists of 55 catalogued numbers, of which 46 are kept in Tianjien Natural History Museum (THP and TNP), the remainder — in IVPP (V.). The specimens are mainly represented by skulls and jaws, with only one left pes preserved in natural articulation.

A large number of the specimens may be safely assigned to the known species described by Zdansky in 1924, but some genus and species names adopted by Zdansky are here modified according to current taxonomic practice.

Some authors consider *Ictitherium hyaenoides* as the type of another genus, to which Kretzoi proposed the name, *Hyaenictitherium,* early in 1938. However, a closer comparison with European typical *Ictitherium hipparionum* reveals the contrary: nearly all the measurements taken from the skulls and jaws of the two species are overlapped. Only a few individuals of the Chinese form are a little larger. The minor morphological characters pointed out by Zdansky to distinguish these two species, i.e. the forms of M^1 and lower jaw, we believe, are probably of only subspecific value.

'Hyaena' variabilis is here considered as a subspecies of *Adcrocuta eximia,* a practice which most authors have adopted after the covincing analysis given by Kurten (1957), who carefully compared the differences between *'Hyaena' variabilis* and *'Crocuta' eximia* with the variation ranges among subspecies of the living *Crocuta crocuta.*

The most interesting finding in our investigation is the recognition of a new genus, *Palinhyaena.* Its diagnosis is: Size is about that of *Ictitherium wongii,* or a

1) formerly Chiu Chan-siang.

little larger; Teeth formula is the same as that of *Ictitherium*: 3. 1. 4. 2.; But there are many features reminiscent of living hyaenas: snout (including symphysis of the lower jaw) short, infraorbital foramen lies above the posterior half of P^3, posterior palatine foramen before the level of the middle of P^2, diastema between C and P^1 almost lacking, I^{1-2} with posterior cingula cut into two distinct cuspules, pre-carnassial cheek teeth (except P_1^1) much broadened and robust, especially P_3^3, crown unusually high in comparison with that of *Ictitherium* of approximate size, anterior and posterior cusps of cheek teeth much reduced, M^1 more constricted antero-posteriorly, talonid of M_1 comparatively low and small and narrow, hypoconulid indistinct.

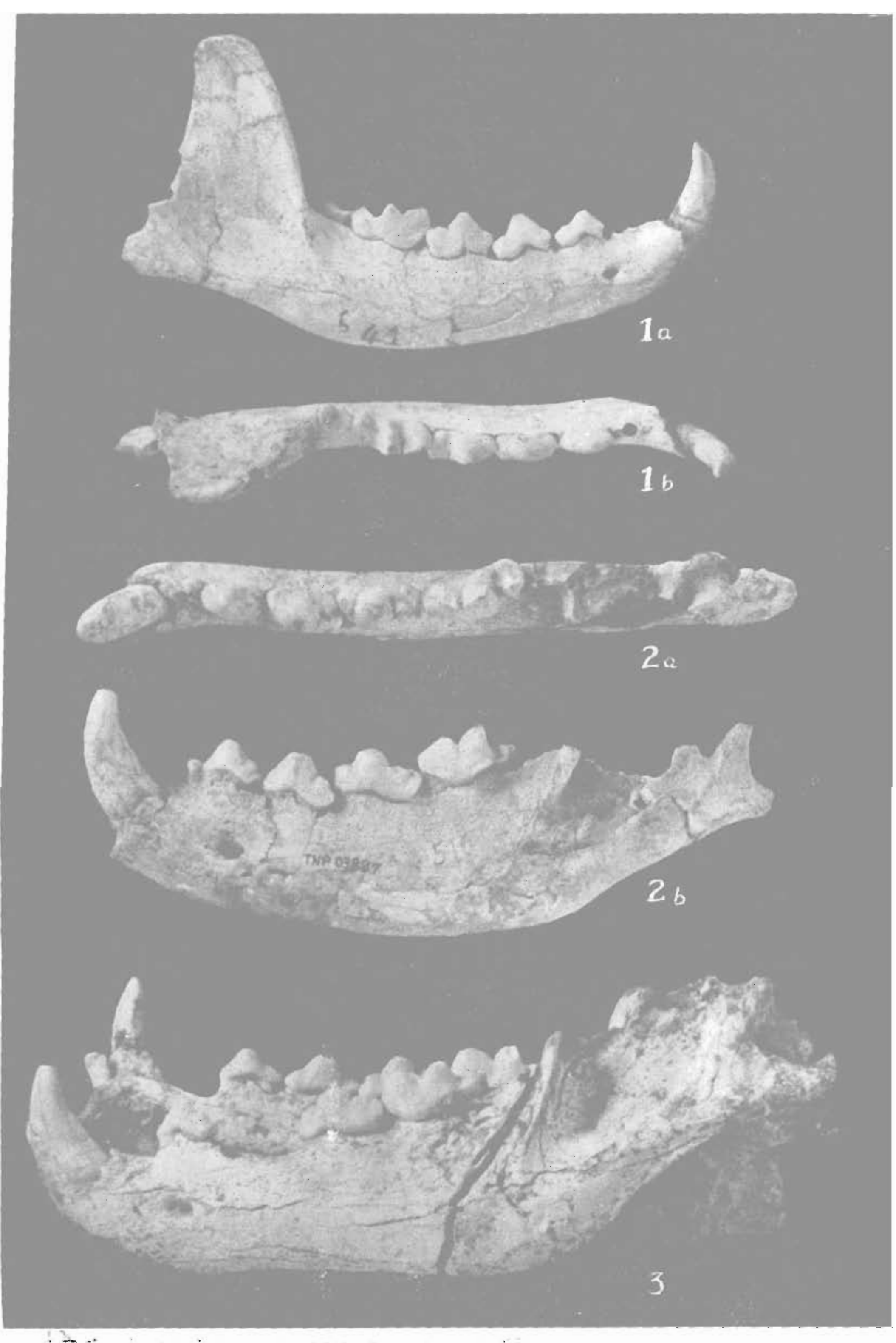
The new genus consists of two species: *P. reperta*, the type species, and *P. imbricata*. The latter is distinguished from the type in having imbricated premolars and other minor characters.

A new species of *Lycyaena*, *L. spathulata*, is also described in this article. It is characterized by having more trenchant lower premolars and shallower horizontal ramus.

The second part of this article is intended to deal with one of the most puzzling problems in hyaenid phylogeny: the origin of the living hyaenas. Many hypotheses have been proposed since the middle of last century (referred to the Chinese text for detailed discussion).

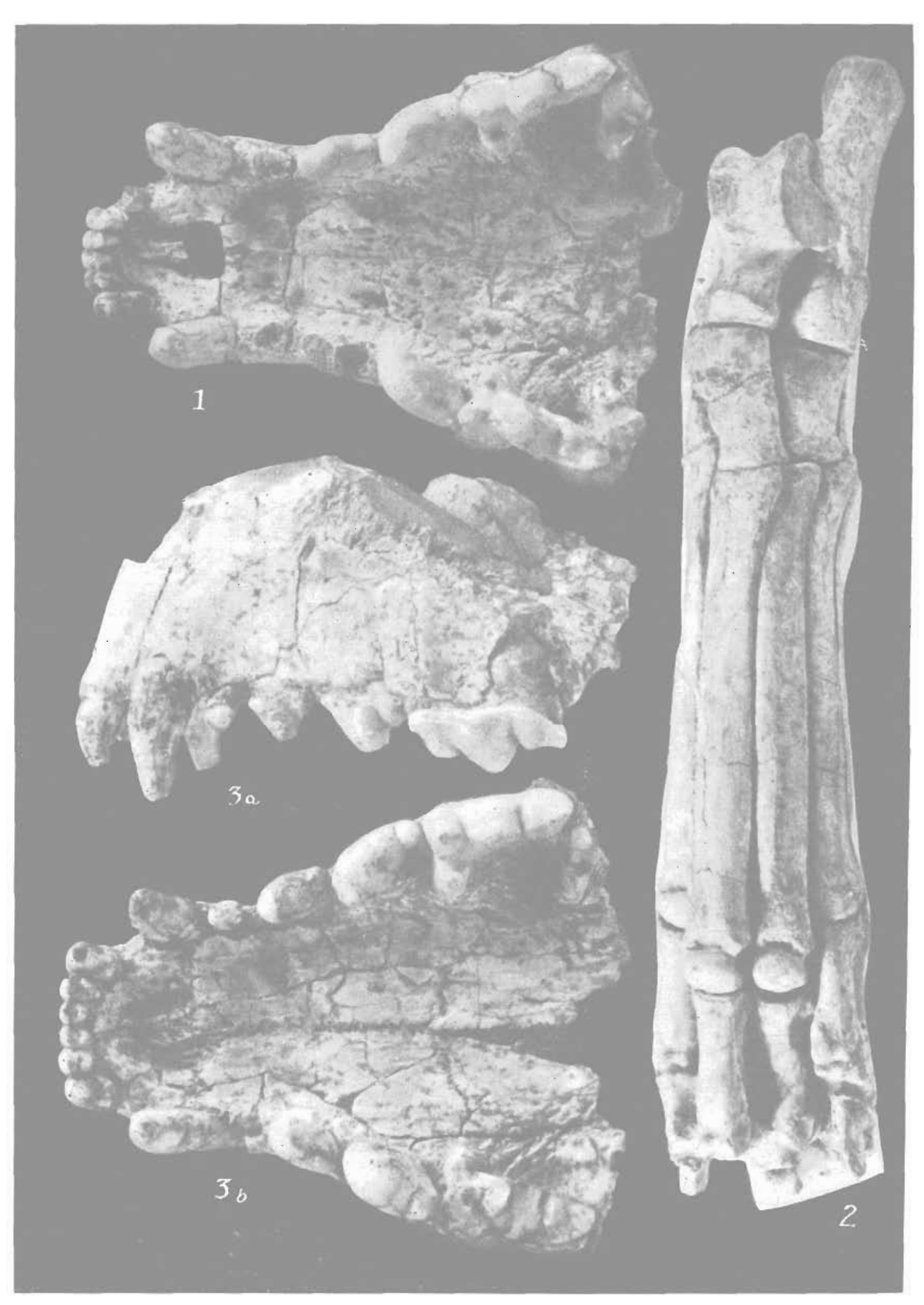
Both *Percrocuta* and *Adcrocuta* were believed as ancestors of living hyaenas, especially *Crocuta*, but they are now considered merely side branches. The similarities between them and the living hyaenas are apparently superficial and due evidently to parallel adaptation to bone-crushing. The mechanisms by which both of them achieved the bone-crushing adaptation were radically different. The living hyaenas achieved it by concentrating almost the whole crushing function on the third pair of the premolars, while *Percrocuta* and *Adcrocuta* —— by strengthening all the premolars. It is interesting to note here that the two ways of adaptation are essentially concordant with the conception of 'adaptive' and 'inadaptive' evolution in the sense of Russian paleontologist, V. O. Kovalewsky.

On the other hand, the living hyaenas could hardly either be evolved from any of the known fossil genera, e.g. *Ictitherium, hyaenictis*, etc., because of considerale morphological gaps and lacking intermediate forms. The new genus, *Palinhyaena*, on the contrary, shares some essential 'synapomorphic' features with the living hyaenas, as evidenced by the characters listed in the diagnosis. Therefore, in our present state of knowladge, *Palinhyaena*, rather than anyone else, may well to represent the closest common ancestral form of the living hyaenas in Middle Pliocene.



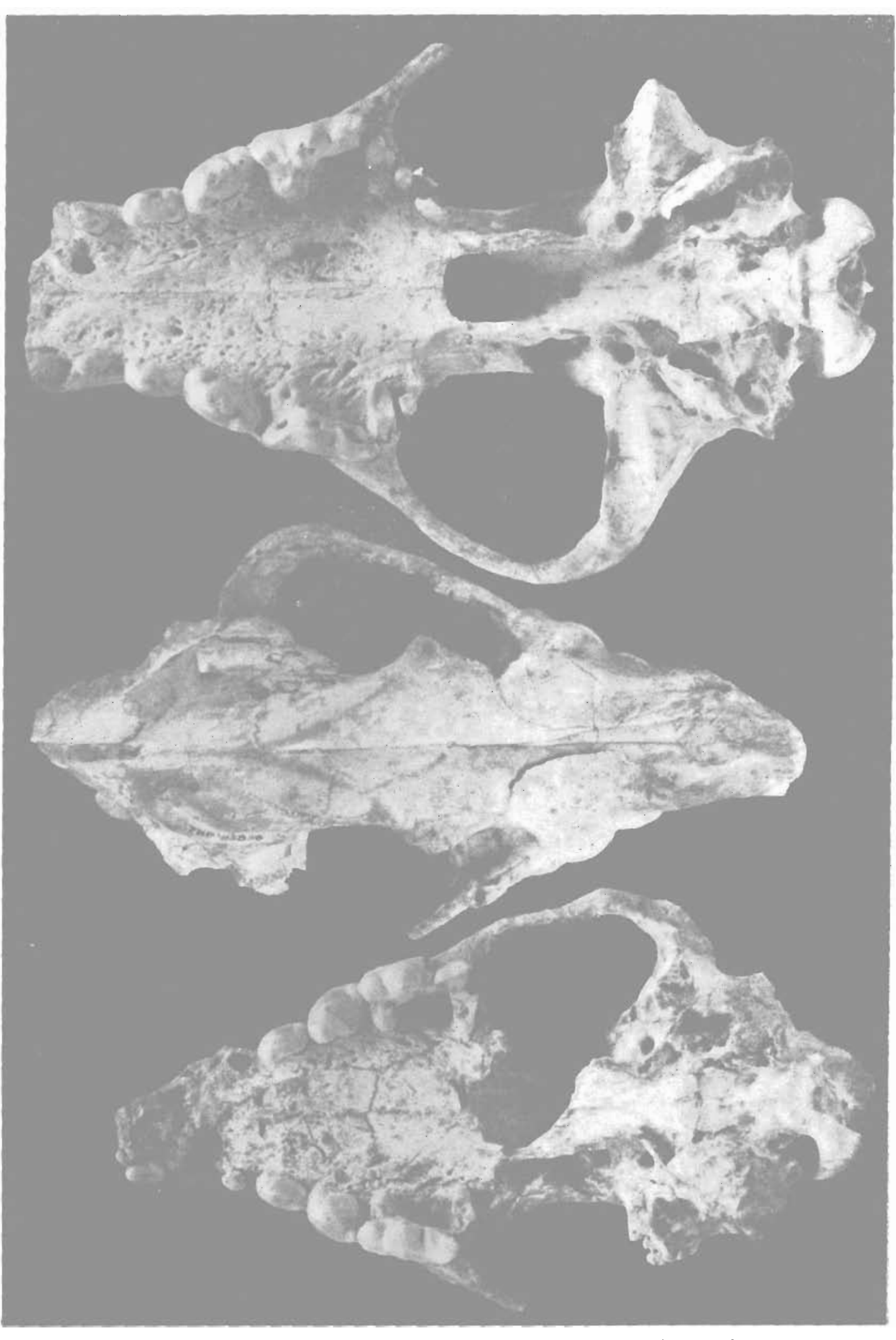
1. *Ictitherium wongii*, 右下颌 (right lower jaw)
TNP. 03822; a. 外侧 (external view); b. 冠面 (occlusal view).

2—3. *Ictitherium hipparionum hyaenoides*
2.左下颌 (left lower jaw), TNP. 03827:
a. 冠面 (occlusal view); b. 外侧 (external view).
3.下颌 (lower jaw), TNP. 03829; 外侧 (lateral view).



1. *Ictitherium wongii*, 头骨前部 (anterior part of skull), TNP. 03816; 腭面 (palatal view).
2. *Ictitherium hipparionum hyaenoides*, 左后足 (left pes), TNP. 03851; 背侧 (dorsal view).
3. *Palinhyaena reperta* sp. nov., 头骨前部 (anterior part of skull), V. 5845;
a. 外侧 (lateral view); b. 腭面 (palatal view).

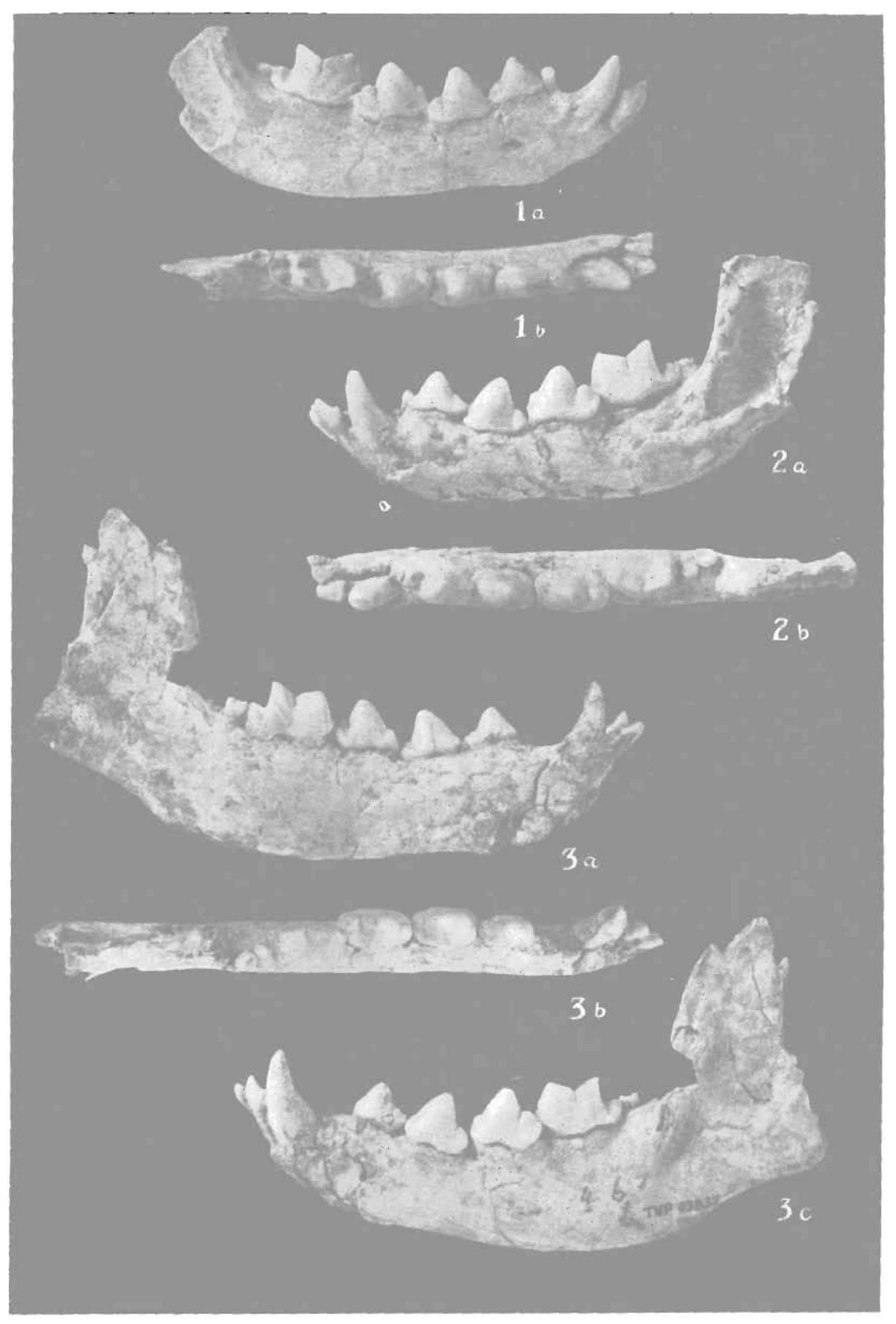
各图均 (all figures)×1



上 (above). *Ictitherium hipparionum hyaenoides*, 头骨 (skull), TNP. 03826; 腭面 (palatal view).
中、下 (middle and lower). *Palinhyaena reperta* sp. nov., 正型(type), 头骨 (skull), TNP. 03838;
中 (middle). 顶面 (top view); 下 (lower). 腭面 (palatal view).
各图均 (all figures) ×2/3

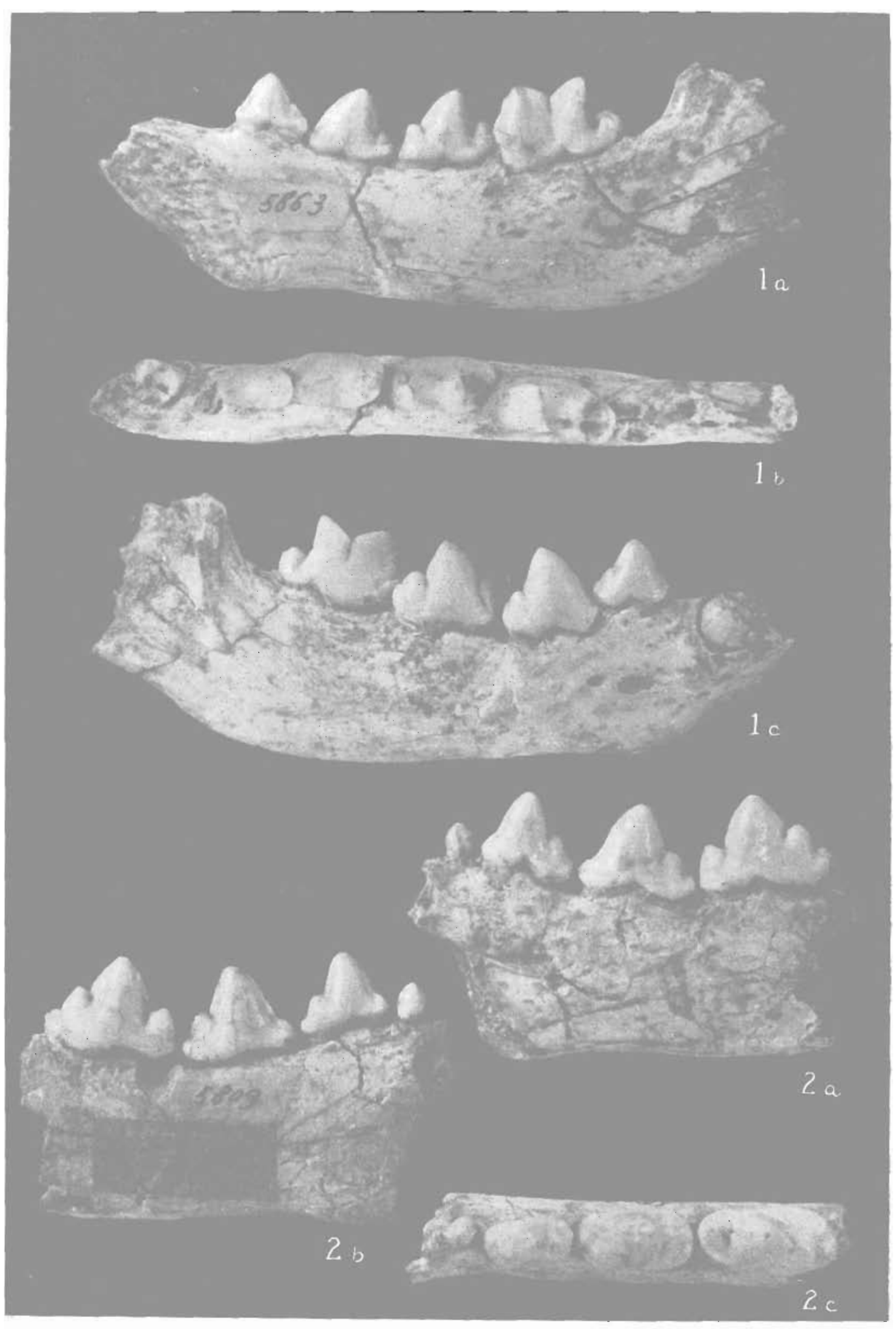


1. *Palinhyaena reperta* sp. nov., 头骨 (skull), 正型 (type), TNP. 03838: 侧面 (lateral view).
2. *Palinhyaena imbricata* sp. nov., 头骨 (skull), 正型 (type), TNP. 03850:
a. 腭面 (palatal view); b. 侧面 (lateral view).
3. *Ictitherium wongii*, 头骨前部 (anterior part of skull), TNP. 03816: 侧面 (lateral view).
4. *Ictitherium hipparionum hyaenoides*, 左后足 (left pes), TNP. 03851: 外侧 (lateral view).



1—2. *Palinhyaena imbricata* sp. nov.，下颌 (lower jaw)，正型 (type)，TNP. 03850：1. 右 (right)：a. 外侧 (lateral view)；　b. 冠面 (occlusal view)．　2. 左(left)：a. 外侧 (lateral view)；b. 冠面 (occlusal view)．

3. *Palinhyaena reperta* sp. nov.，下颌 (lower jaw)，　TNP. 03837：a. 内侧 (internal view)；b. 冠面 (occlusal view)；c. 外侧 (external view)．



1. *Palinhyaena reperta* sp. nov., 右下颌 (right lower jaw), V. 5846: a. 内侧 (internal view); b. 冠面 (occlusal view); c. 外侧 (external view).

2. *Lycyaena spathulata* sp. nov., 一段左下颌 (fragment of left lower jaw), 正型 (type), V. 5847; a. 外侧 (external view); b. 内侧 (internal view); c. 冠面 (occlusal view).

各图均 (all figures) ×1